

POPULATION DYNAMICS OF SCRIPPSIELLA SPP. AND
OTHER CYSTFORMING ARMORED DINOFLAGELLATES WITH
SPECIAL REFERENCE TO THE ROLE OF
CYSTS (Scrippsiella spp. およびその他のシスト形
成有殻渦鞭毛藻類の個体群動態とシストの役割)

著者	石川 輝
号	498
発行年	1994
URL	http://hdl.handle.net/10097/16278

氏 名(本籍)	いし かわ 石 川 暉
学 位 の 種 類	博 士 (農 学)
学 位 記 番 号	農 博 第 4 9 8 号
学位授与年月日	平 成 7 年 3 月 24 日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研 究 科 専 攻	東北大学大学院農学研究科 (博士課程) 水産学専攻
学 位 論 文 題 目	POPULATION DYNAMICS OF <i>SCRIPPSIELLA</i> SPP. AND OTHER CYST-FORMING ARMORED DINOFLAGELLATES WITH SPECIAL REFERENCE TO THE ROLE OF CYSTS (<i>Scrippsiella</i> spp.およびその他のシスト形成有殻渦鞭毛藻類の個体群動態とシストの役割)

論 文 審 査 委 員 (主 査)	教 授 谷 口 旭
	教 授 森 勝 義
	教 授 秦 正 弘

論文内容要旨

【はじめに】

生活史の一時期を底生性のシストとして過ごす渦鞭毛藻の個体群動態において、シストは種として重要な役割を果たす。このことから、底泥中のシストは“Seed population”として広く認識されている。従って、個体群動態を解明するには、栄養細胞だけでなく、シストの挙動をも把握することが必要である。

女川湾では、赤潮原因種として知られるシスト形成種 *Scrippsiella trochoidea* が、渦鞭毛藻群集中で優占的に出現する。本種は培養実験により、シストも含めたステージの生理学生化学的特性が明らかにされてきたが、生態学的な知見はほとんどない。本研究は、現場海底から発芽する細胞を直接捕らえるという、これまでの研究にはなかった新たな観点から考案、開発した「現場発芽細胞捕捉装置」を併用し、主に *S. trochoidea* の個体群動態を総合的に解析した。また、他の有殻渦鞭毛藻の海底からの発芽をも実測し、栄養細胞群集の季節消長との関係を調べた。これらの調査結果を総合して、*Scrippsiella* spp. およびその他の有殻渦鞭毛藻類の個体群動態とシストの役割を明らかにすることを目的とした。なお、その基礎的知見として、女川湾に出現する栄養細胞およびシストの種についても記録した。

I. 栄養細胞およびシスト群集

女川湾湾奥から湾口部にかけての定点 (Fig. 1) における採泥調査により、同湾のシスト群集は、暖水、冷水の混合した種組成を示すことが明らかとなった。また、採水調査で確認された栄養細胞83種のうち、シストを形成するとされる種は26種であり、そのうち本研究中に女川湾にシストとしても存在することが確認された種は19種であった。シスト群集中で、単一種として最も優占したのは *S. trochoidea* であり、この種は栄養細胞群集の優占種でもあった。

女川湾では、*S. trochoidea* 以外に本邦沿岸域からは初記録となった *S. crystallina*, *S. rotunda* および *S. precaria* の3種のシストが極少数ながら発見された。これらのシストから発芽した栄養細胞は、通常の光学顕微鏡観察下では見分けがつかないため、本研究では *Scrippsiella* spp. として扱ったが、底泥中のシスト現存量のほとんど全てが *S. trochoidea* であった事実からみて、水柱中の *Scrippsiella* 属栄養細胞群集中のほぼ全てが *S. trochoidea* であると考えられた。

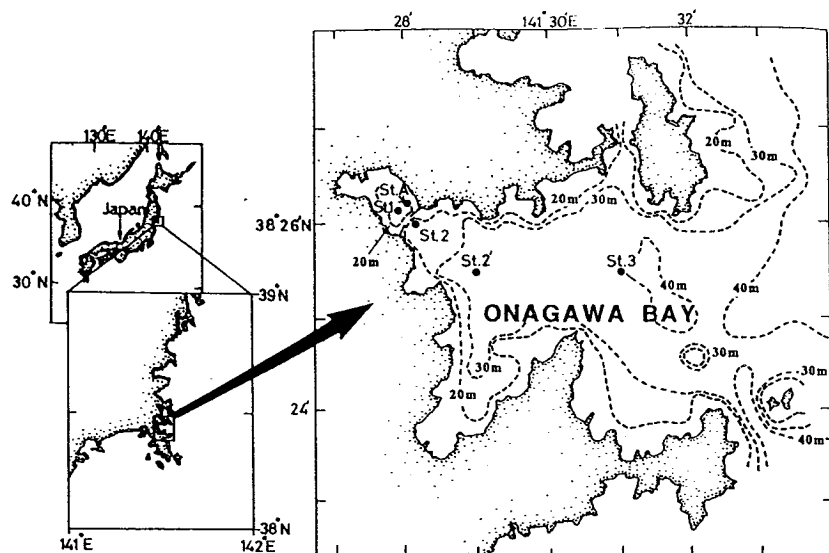


Fig. 1. Location of sampling station in Onagawa Bay with bathymetric contours.

II. 新たに開発した渦鞭毛藻の「現場発芽細胞捕捉装置」

現場発芽細胞捕捉装置の原理は、大型のカップ状容器を海底にかぶせて発芽してきた細胞を捕捉するものであるが、具体的には容器のまわりを細目プランクトンネット地(10 μ m)で覆い、発芽細胞をポンプで汲み上げて採集する装置である(Fig. 2)。本装置は、渦鞭毛藻を採集する際には、ほぼ理論的に働くこ

とが、実験により得られたデータを統計的に処理することにより確かめられた。

実際の調査では、St. A(水深17m)に設置した係留系において、月毎に本装置を5日間継続して設置し、その間24時間毎にポンプ採集を行った。得られた試水を、10 μ mのプランクトン

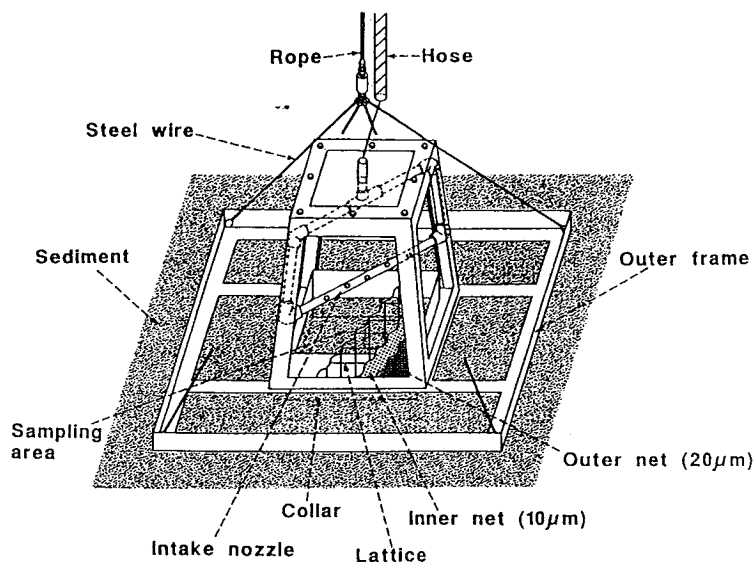


Fig. 2. Design of germinating cell trap/sampler to collect germinating cells of dinoflagellates *in situ*.

受けネットで濾過濃縮し、その中に出現した対象渦鞭毛藻種の栄養細胞を計数した。その値などから一連の計算手順をふんで、現場における発芽数(cells $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)を計算する(本装置の底面開口部の面積は900 cm^2)。なお、各月の発芽数は計算の都合上、各回4日間の平均値として求めた。

本装置によって得られる発芽数は、装置内での動物プランクトンによる捕食、細胞分裂あるいは死亡など様々な過程を経た後での栄養細胞数から求めるので、本来のシストの発芽数とは同等ではない。つまり、海底から水中へのRecruitmentの数として認識されるべきであるが、これまでは知り得なかった現場での発芽を実測できることの価値は大きい。

III. *Scrippsiella* spp. の個体群動態に関する総合的解析

① *Scrippsiella* spp. シストの発芽と *S. trochoidea* 栄養細胞の増殖の、温度に対する反応を調べた。培養実験において、女川湾の *Scrippsiella* spp. シストは、少なくとも5-25℃の温度条件下で発芽したが、発芽最適温度は15-20℃であり(Fig. 3)、20℃では直ちに発芽可能であった。

一方、*S. trochoidea*の栄養細胞は、10℃から少なくとも25℃の温度範囲で増殖可能であり、増殖最適温度は20℃であった(Fig. 4)。ただし、5℃においても、増殖はしないが栄養細胞の一部は実験期間中(30日間)生存することが認められた。

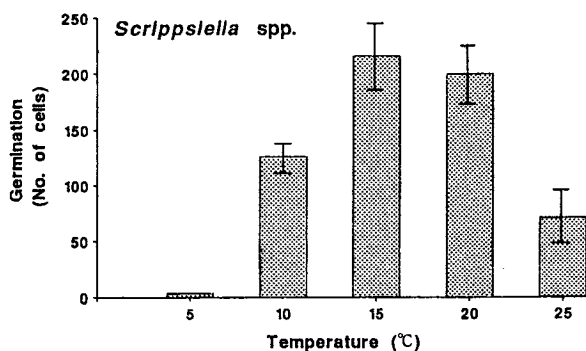


Fig. 3. Effects of temperature on the germination of cysts of *Scrippsiella* spp. in the sediment. The germination is represented in the cumulative number of vegetative cells appearing from 0.4 g wet sediment incubated and observed daily for 10 days. Bars represent \pm SD.

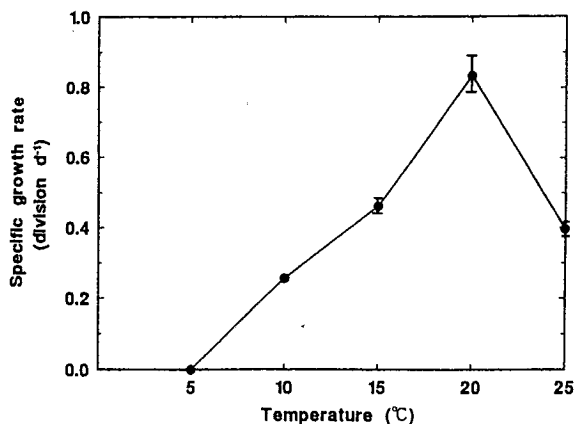


Fig. 4. Effects of temperature on growth rate of *Scrippsiella trochoidea*. Bars represent \pm SE.

② St. 1およびSt. 2において、現場海底泥上での*Scrippsiella* spp. シストの発芽を制御する環境要因を、現場水柱中の栄養細胞の観察(Fig. 5)と室内での終点希釈法に基づく底泥中シストの発芽好適条件下での発芽実験(Fig. 6)を中心に検討した。実験期間中(1991年2月-1992年1月)、シストの一部は常に発芽可能であったが、発芽率(全シスト数に対する発芽可能なシスト数の割合)は季節的に変化し、栄養細胞が多い夏期間には変動が顕著であった。この原因として、夏期には第一に、栄養細胞によって新たに形成され約4週間の強制的な休眠期間を経ていない、未成熟のシストが底泥中に増加したことが挙げられた。さらに、現場近底層の酸素飽和度と発芽率の関係が正の相関を示したことから(Fig. 7)、夏期には現場におけるシストの発芽は低酸素によっても制御されている可能性が示唆された。一方、1990年から1991年にかけての冬期間、実験室内でのシストの発芽率は高かったにもかかわらず、現場水柱中において栄養細胞は観察されなかったことから、現場シストの発芽は低温により律速されているものと判断された。

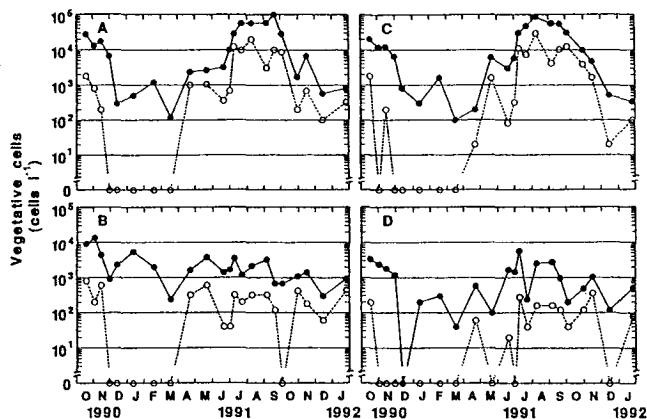


Fig. 5. Seasonal changes in vegetative cell number of total armored dinoflagellates (●) and *Scrippsiella* spp. (○) in Onagawa Bay. St. 1: (A) 1 m, (B) 10 m; St. 2: (C) 1 m, (D) 15 m.

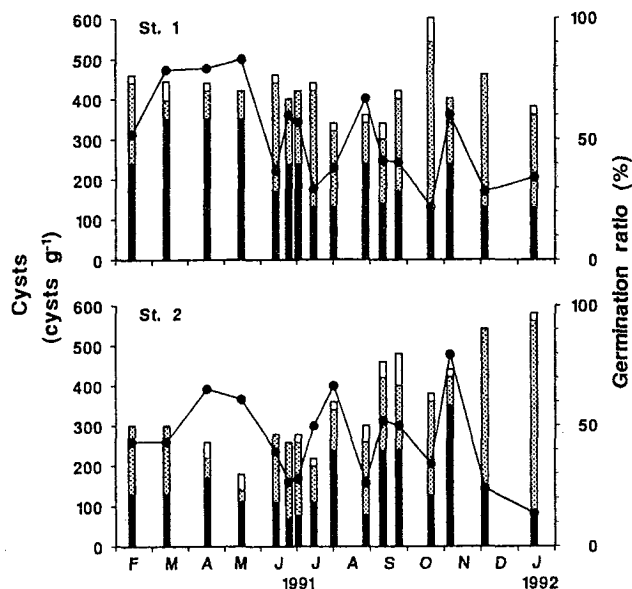


Fig. 6. Seasonal changes in numbers of total living cysts of *Scrippsiella* spp. (entire bars) and of *S. trochoidea* (shaded and filled bars) including germinated cysts of *Scrippsiella* spp. under favorable conditions after 8 days of incubation (filled bars) observed at Sts. 1 and 2 in Onagawa Bay. The seasonal changes in germination ratio of *Scrippsiella* spp. are also given (line).

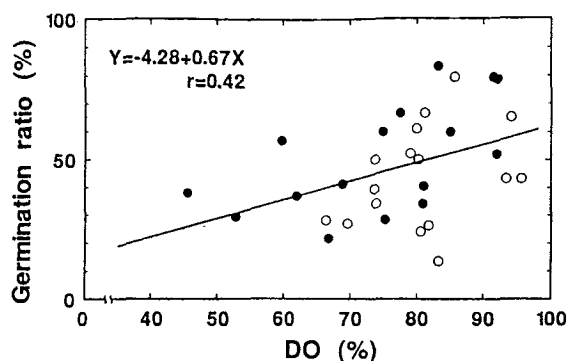


Fig. 7. Regressions of the germination ratio (%) on dissolved oxygen (DO) saturation (%) at 2 m above the bottom at Sts. 1 (●) and 2 (○) in Onagawa Bay.

③ 女川湾における *Scrippsiella* spp. の個体群動態を次に示す主な項目により調査した。

(1) St. Aにおいて1993年2月から1994年1月までの一年間にわたり、発芽細胞捕捉装置を用いて現場海底泥上における発芽数の季節変化を実測した。(2) St. Aを中心に1992年10月から1994年4月にかけて、栄養細胞の季節消長を観察した。(3) St. Aにおいてシスト沈降数(cysts $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)の季節変化をセディメントトラップを用いて調査した。トラップは1992年10月から1994年4月にかけて、海底上2mと10mに設置した。(4) 水柱水温ならびに泥温、溶存酸素、栄養塩などの海洋環境も測定した。

Scrippsiella spp. のシストは、現場海底泥において周年にわたり発芽した(Fig. 8)。その発芽は、顕著な季節性を示し、泥温および底層水温の季節変化(Fig. 9)と、その傾向としては概ね一致した。このことから、現場海底泥上におけるシストの発芽を律速している最大の要因は温度であることが確認された。

Scrippsiella spp. の栄養細胞は(Fig. 10)、増殖がほぼ不可能と考えられる低水温期 1-3月にも(Fig. 9)、現存量は少ないものの観察された。栄養細胞群集は、依然として発芽数は少ないけれども(Fig. 8)水柱水温が約12℃まで上昇するのに伴い、5月から明らかにブルームを開始し、7-10月上旬の間、水柱中に 10^7 - 10^8 cells m^{-2} のオーダーで存在した。10月下旬からは、水温は増殖の好適範囲に近かった(17℃前後)が、栄養細胞は急激に減少した。また、発芽数と栄養細胞の豊度との関係を示すRecruitment ratio(発芽数/水柱中の栄養細胞数)の季節変化は、栄養細胞の季節消長の変化と対称的であった(Fig. 11)。これらのことから、冬期の個体群は底泥からのシストの発芽によって支えられている割合が大きいと考えられる。一方、春-夏期における栄養細胞の動態は、基本的には、栄養細胞群自体の増殖と衰退によって左右されている可能性が示唆された。従って、水柱中の環境が栄養細胞の増殖に適した時期に増殖するべき栄養細胞が存在するという *Scrippsiella* spp. のやり方は、個体群の繁栄に有利であると判断される。

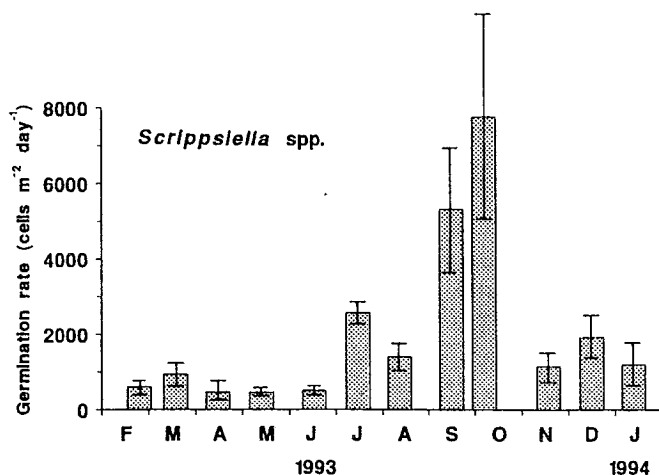


Fig. 8. Seasonal changes in germination rate of *Scrippsiella* spp. cysts on the surface sediment at St. A in Onagawa Bay. Bars represent \pm SD.

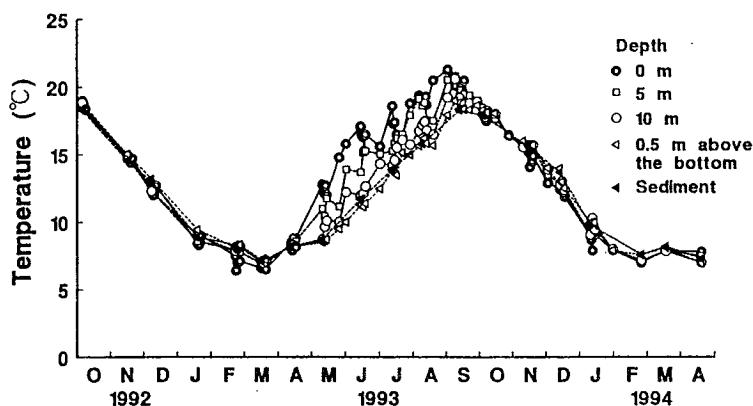


Fig. 9. Seasonal changes of temperature at 0 m (●), 5 m (□) and 10 m (○), and at the depth of 0.5 m above the bottom (△) in the water column and ca. 1 cm depth in the sediment (▲) at St. A in Onagawa Bay.

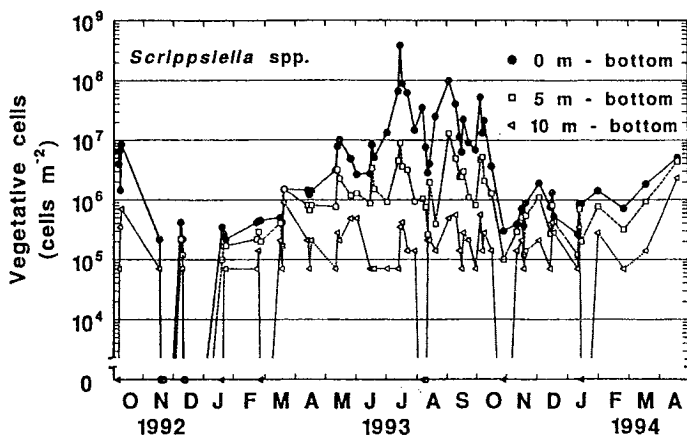


Fig. 10. Seasonal changes in integrated number of vegetative cells of *Scrippsiella* spp. through water column from 0 m to bottom (●), from 5 m to bottom (□) and from 10 m to bottom (△) at St. A in Onagawa Bay. The bottom means here the near bottom depth of 0.5 m above the bottom.

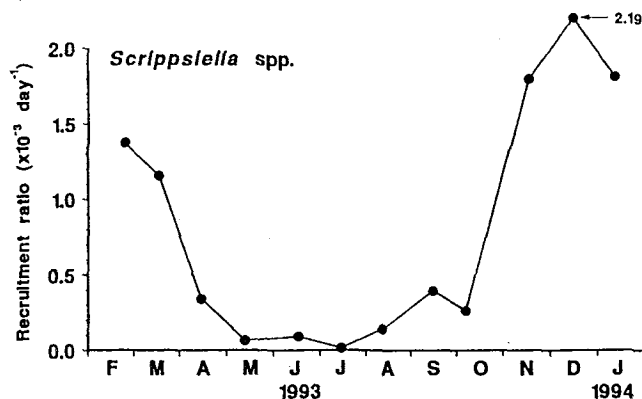


Fig. 11. Seasonal changes in recruitment ratio (germination rate / abundance of vegetative cells in the water column) of *Scrippsiella* spp. at St. A in Onagawa Bay.

栄養細胞の有性生殖によって形成されたシストの沈降数も顕著な季節変化を示し、1993年9月に両深度で突然 $3 \times 10^5 \text{ cysts m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ を超え、その後10月中まで高い値を示した(Fig. 12)。シスト形成を誘引する重要な要因の一つとされている栄養塩(Figs. 13, 14)の欠乏とシスト沈降率との間には、明確な関係は見られなかった。また、9-10月の間、少なくとも水温は増殖のほぼ好適範囲であった(Fig. 9)。従って、9-10月の高いシスト沈降数は、環境の悪化に対応した結果ではなく、この種が持つ季節性によるシスト形成を示している可能性が示唆された。なお、10月下旬に観察された栄養細胞の急激な減少は(Fig. 10)、活発なシス

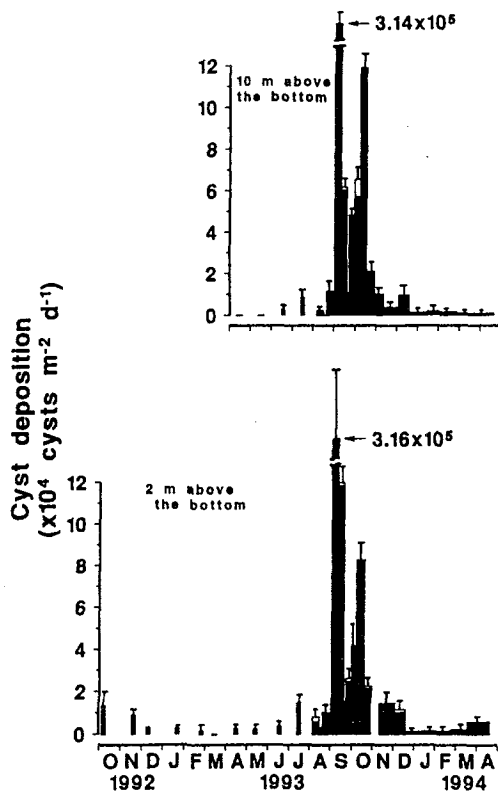


Fig. 12. Seasonal changes in cyst deposition of *Scrippsiella* spp. monitored by sediment traps at the depths of 10 m (top) and 2 m (bottom) above the bottom at St. A in Onagawa Bay. Black and open columns represent the cysts of *S. trochoidea* and the other *Scrippsiella* species, respectively. Bars represent + SD.

ト形成化の結果であると解釈される。以上のことから、*Scrippsiella* spp. のシストは、ブルームの発達と衰退に重要な役割を果たしているものと判断される。

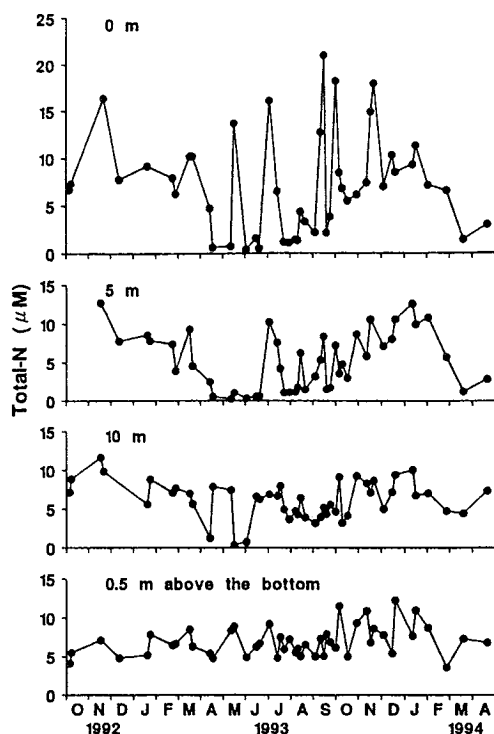


Fig. 13. Seasonal changes of total nitrogenous nutrients (NO_3 , NO_2 , NH_4) (μM) at different depths in the water column at St. A in Onagawa Bay.

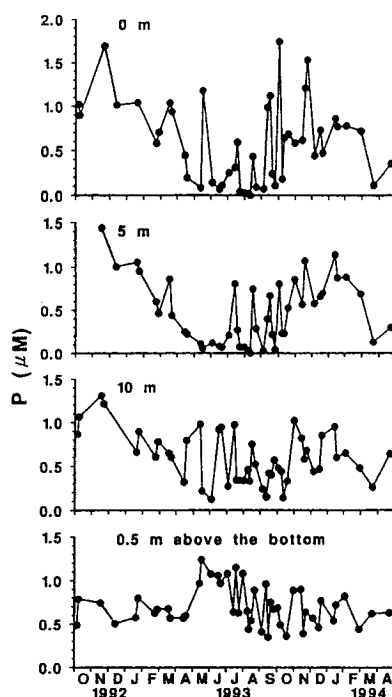


Fig. 14. Seasonal changes of phosphate (μM) at different depths in the water column at St. A in Onagawa Bay.

底泥からの年間発芽数は、 0.73×10^6 cells m^{-2} であり、年間シスト沈降数は 6.49×10^6 cysts m^{-2} であった(Fig. 15)。また、Seed populationからの損失が発芽によるものだけであり、年間発芽数は毎年一定であると仮定した場合、調査開始時(1993年2月)には、約9.5年分の発芽数を底泥中(深さ1cmまで)に温存していたことになる。すなわち、これまでは単にその存在が示唆されてきたSeed populationの大きさが、本研究により初めて明らかになった。Seed populationの存在は、種の遺伝的多様性を維持するという意味でも重要である。以上に述べた本研究の結果に基づいて、女川湾における*Scrippsiella* spp. の一年間の個体群動態を模式的にまとめると、Fig. 16のように表される。

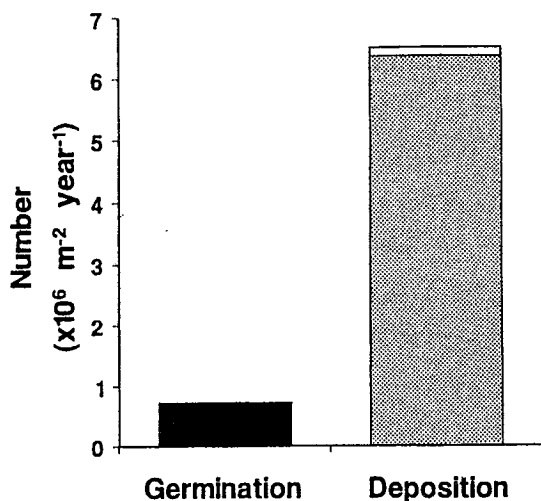


Fig. 15. Annual germination and deposition of cysts of *Scrippsiella* spp. observed at St. A in Onagawa Bay during the period from February 1993 to January 1994. Depositions of cysts of *S. trochoidea* (shaded column) and of the other *Scrippsiella* species (open column) were counted separately.

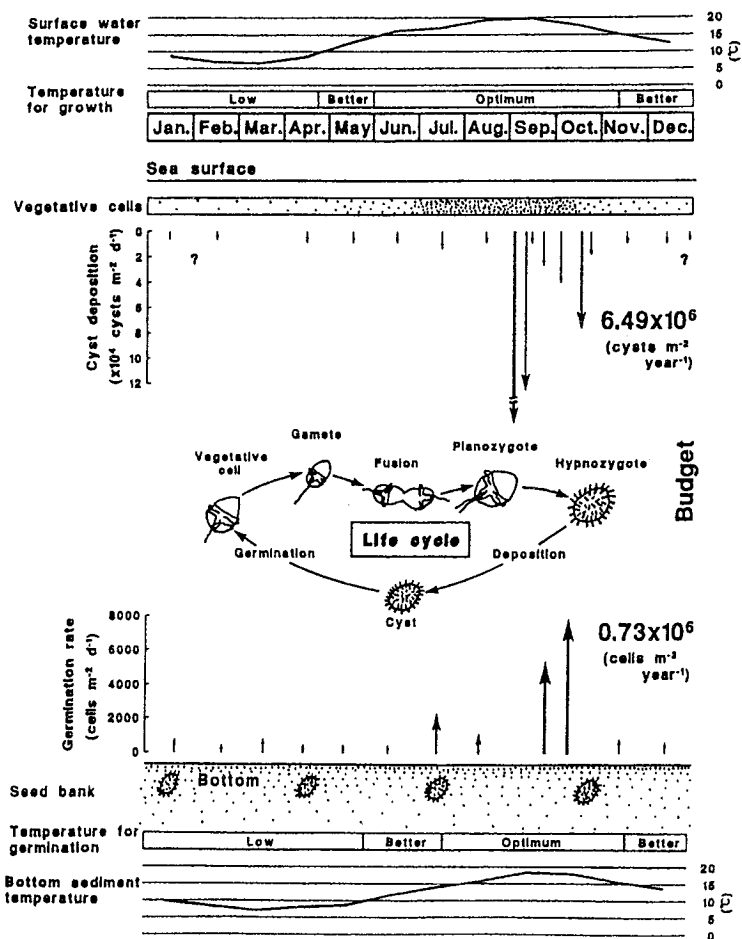


Fig. 16. Schematic diagram of population dynamics of *Scrippsiella* spp. in Onagawa Bay.

IV. 渦鞭毛藻シストの発芽と栄養細胞の季節消長との関係

シストが発芽する期間、栄養細胞の栄養型および出現期間、シストの発芽パターンとを総合化することによって、*Scrippsiella* spp. を含めた渦鞭毛藻のブルーム型はFig. 17に示す3タイプに分けて考えることができる。すなわち、Blooming Type I: 周年にわたり絶え間なく発芽する光合成種の栄養細胞は、周年にわたり存在する。Blooming Type II: 周年にわたり突発的に発芽する傾向を持つ従属栄養種の栄養細胞は、周年にわたり存在する。Blooming Type III: 光合成種か従属栄養種かにかかわらず、一時期にしか発芽しない種の栄養細胞の出現開始時期は、シストの発芽開始時と良く対応しており、栄養細胞の出現期間は短い。これらどのタイプにおいてもシストはブルームを起こす引き金となっているが、個体群の形成機構は種特異的であることが確認された。三陸沿岸のような北方温帯域における種の繁栄のためには、Types I & IIのような種が有利であると解釈される。なお、Type IIIのような種のシストでは、栄養細胞には不適な期間を生き抜くための生存戦略の意義が大きいであろう。

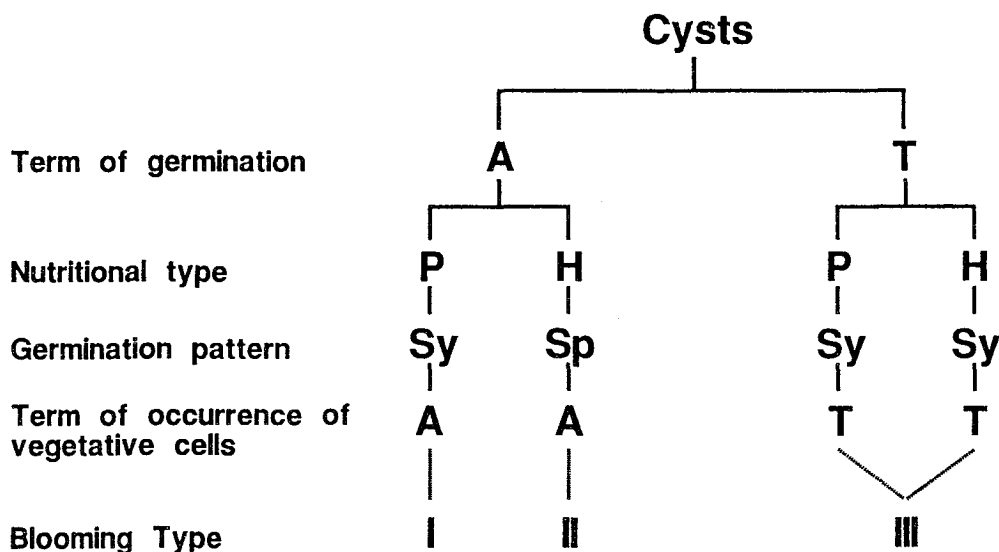


Fig. 17. Schematic diagram of the blooming type of dinoflagellate cysts to form vegetative population. Abbreviations denote; A: annual, T: temporal, H: heterotrophic, P: photosynthetic, Sp: sporadic and Sy: synchronous.

論文審査の要旨

本論文は、沿岸水域の渦鞭毛藻群集の動態においてシストが重要な役割を担っていることに注目し、*Scrippsiella* を中心とするシスト形成種の水柱中栄養細胞群と海底泥中シスト群の季節消長を、同一水域で並行して調査した結果に基づいたものである。対象水域は宮城県女川湾であり、調査期間は1990年10月から1994年4月である。

主たる研究成果は、1) 女川湾に産する83種の渦鞭毛藻のうち26種がシスト形成種であり、そのうち3種が本邦水域からの初出現記録種であること、2) 新装置を発明して現場海底からのシスト発芽数を実測したこと、3) 主要優占種である *Scrippsiella* の発芽が、冬季には低温により、夏季には低酸素により、それぞれ制限されるために、一斉発芽よりは年間を通して少しずつ発芽が継続する生活史を備えていることになり、そのことが本種の優占度を高めていること、4) 栄養細胞群の季節消長とシスト群の季節消長との相互関係が種特異的であること、5) *Scrippsiella* では、栄養細胞現存量に対するシスト発芽数の比（リクルート比）が、栄養細胞群の消長と逆の傾向で季節変化することから、冬季から春季にかけての発芽が、春から夏にかけての栄養細胞のブルームの出発点になること、6) 年間のシスト形成沈降数と発芽数との比がおおよそ9:1であり、また、表層海底泥（厚さ1 cm）中には年間発芽数の約10倍のシストがストックされていることなどの諸点を明らかにしたことである。さらに、以上の結果をもとにして、7) 主要優占種 *Scrippsiella* の生活史を解明し、この種が女川湾において主要優占種たりうる生活史戦略を獲得していることを示した。また、8) 生活史を明らかにすることができたその他の種も含めて、シスト形成渦鞭毛藻各種のブルーム型を3タイプに類別することにも成功した。

以上の成果は、水産動物の直接間接の餌料生物として、また、赤潮現象や貝毒発生の原因生物として重要視されている渦鞭毛藻の、生活史戦略とブルーム型を、豊富な実測データをもとにして解明した画期的な成果であると認め、博士（農学）の学位を授与するにふさわしいものと判定した。